

**Zeitschrift:** Mitteilungen der Thurgauischen Naturforschenden Gesellschaft  
**Herausgeber:** Thurgauische Naturforschende Gesellschaft  
**Band:** 72 (2024)

**Artikel:** Aquatische Invertebraten  
**Autor:** Lapellegerie, Pierre / Breu, Simona / Heiri, Oliver  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1062289>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 14.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## 7. Aquatische Invertebraten

*Pierre Lapellegerie, Simona Breu & Oliver Heiri*

### 7.1 Aquatische Invertebraten-Reste als Indikatoren vergangener Ökosystem-Zustände

Aquatische Invertebraten sind in allen Binnengewässern zu finden. Sie besiedeln als Zoobenthos den Gewässergrund oder leben als Zooplankton in stehenden Gewässern wie z. B. Seen, Teichen und Tümpeln. Verbreitung und Häufigkeiten von einzelnen Arten und Invertebratengruppen sind stark von den vorherrschenden Umweltbedingungen bestimmt und werden u. a. durch Wassertemperaturen, Sauerstoffverfügbarkeit oder Nährstoffkonzentrationen beeinflusst. Von vielen Invertebratengruppen bleiben einzelne chitinhaltige Fragmente als Mikrofossilien in den Seesedimenten erhalten, so z. B. grössere Exoskelettstücke (z. B. Kopfkapseln, Tergite) und Mundwerkzeuge (z. B. Mandibeln, Maxillen). Die harten, sklerotisierten Aussenschalen von Überdauerungsstadien, wie z. B. Ephippien von Wasserflöhen (Cladoceren) oder Statoblasten von Moostierchen (Bryozoen), werden ebenfalls oft in Seesedimenten gefunden (*Abbildungen 7-1 und 7-2*). Viele dieser Strukturen können anhand ihrer Form und Struktur unter dem Mikroskop bestimmt und unterschiedlichen Invertebratengruppen, Gattungen, Artengruppen oder sogar Arten zugewiesen werden. Untersuchungen von chitinhaltigen Mikrofossilien in Seesedimenten können daher gebraucht werden, um vergangene Veränderungen im Vorkommen und der Häufigkeit von Invertebratengruppen zu rekonstruieren. Anhand der Umweltansprüche der vorgefundenen Gruppen lassen sich dann auch Veränderungen der Ökosystem- und Umweltbedingungen in Seen rekonstruieren.

Zuckmücken (Dipteren: Chironomiden) haben sich als besonders geeignete Indikatoren für Umweltrekonstruktionen anhand von Seesedimenten erwiesen. Die Kopfkapseln von Chironomidenlarven können gut erhalten und in grosser Zahl in Seesedimenten gefunden werden, und diese Strukturen lassen sich unter dem Mikroskop meist bis zum Gattungs- oder Artgruppenniveau bestimmen (*Brooks et al. 2007*). Die kurze Generationszeit, ihre Sensitivität bezüglich vorherrschender Umweltbedingungen und die Tatsache, dass ihre Chitinpanzer über zehntausende Jahre hervorragend in Seesedimenten erhalten bleiben, erlauben detaillierte Ökosystemrekonstruktionen anhand von Chironomidenfossilien (*Brooks et al. 2007*). Chironomiden wurden verwendet, um unterschiedliche Umweltveränderungen wie z. B. Temperaturschwankungen (*Bolland et al. 2020*), sich ändernde Nährstoffkonzentrationen in Seen (*Verbruggen et al. 2011*) oder Sauerstoffbedingungen (*Heiri & Lotter 2003*) zu rekonstruieren.

In für die Chironomidenanalyse aufbereiteten Proben werden neben Chironomidenresten auch Mikrofossilien einer Reihe weiterer Invertebratengruppen gefunden. So sind Hüllen von Überdauerungseiern (Ephippien) von bestimmten Wasserfloh-Gruppen in Sedimentabschnitten manchmal sehr häufig. Sie weisen auf Veränderungen



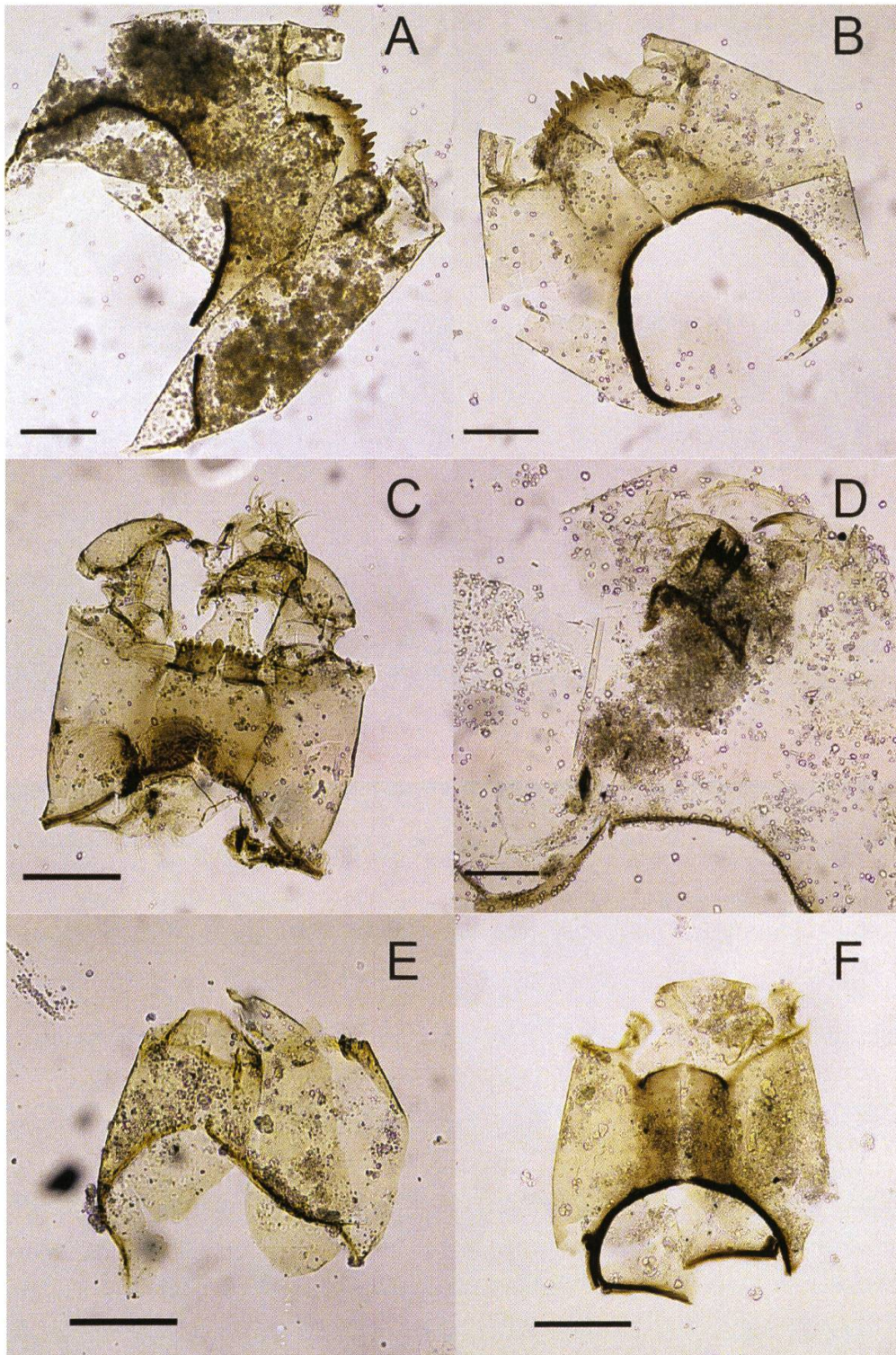


Abbildung 7-1: Beispiele von fossilen Chironomidenkopfkapseln in den Bichelsee- und Hüttwilersee-Sedimenten. A *Chironomus plumosus*-Typ, B *Chironomus anthracinus*-Typ, C *Tanytarsus lugens*-Typ, D *Procladius*, E *Paracladius* und F *Protanypus*. Der schwarze Balken entspricht 0,1 mm (Fotos: Geoökologie Universität Basel, Pierre Lapellegerie).



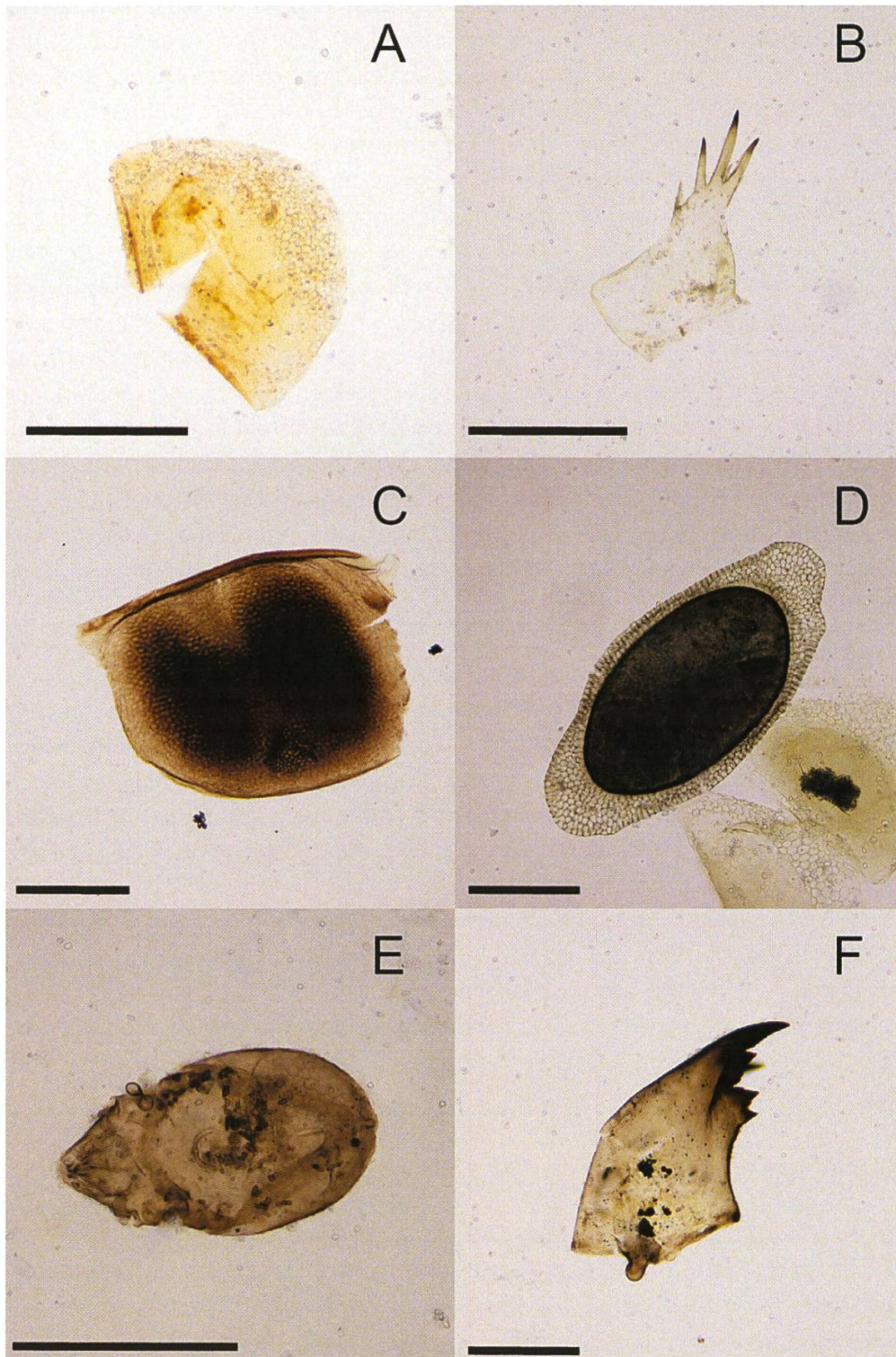


Abbildung 7-2: Beispiele von fossilen Invertebratenresten in den Bichelsee- und Hüttwilersee-Sedimenten. A Ephippium eines Wasserflohs (Cladocera: Ceriodaphnia), B Mandibel einer Büschelmückenlarve (Chaoboridae: Chaoborus), C Ephippium eines Wasserflohs (Cladocera: Daphnia), D Strobil eines Moostierchens (Bryozoa: Plumatella), E Exoskelett einer Hornmilbe (Oribatida), F Mandibel einer Köchenfliegenlarve (Trichoptera). Der schwarze Balken entspricht 0,1 mm (Fotos: Geoökologie Universität Basel, Pierre Lapellegerie).



im Vorkommen und der Häufigkeit dieser Organismen hin oder auf langfristige Wechsel in der Häufigkeit von sich sexuell vermehrenden Generationen, da diese Strukturen nur bei sexueller, nicht aber bei parthenogenetischer Fortpflanzung gebildet werden. Auch Überreste von Büschelmückenlarven (Diptera: Chaoboridae) sind in solchen Proben regelmässig zu finden. Das Vorkommen von Chaoboridenlarven in Seen wird durch das Vorkommen von Fischen beeinflusst (*Sweetman & Smol 2006*), besonders aber durch das Vorhandensein von sauerstoffarmen Bedingungen im Tiefenwasser gefördert (*Quinlan & Smol 2010*), weil sich die planktonisch lebenden Chaoboridenlarven in sauerstoffarmen Wasserschichten tagsüber dem Frassdruck durch Fressfeinde entziehen können. Weitere häufige Invertebratenreste sind z. B. die Aussenschalen von Statoblasten (Überdauerungsstadien) von Moostierchen (Bryozoen), welche oft Wasserpflanzen und Totholz im Uferbereich besiedeln, oder Mundwerkzeuge (z. B. Mandibeln) von weiteren aquatischen Insekten. Das Vorkommen und die Häufigkeit solcher Invertebratenreste kann wertvolle unterstützende Informationen für die Umweltrekonstruktion aufgrund von Chironomidenfossilien liefern, oder erlaubt sogar eigenständige Interpretationen, wenn die Häufigkeit dieser Fossilien relativ zu oder zusammen mit der Gesamthäufigkeit von Chironomiden (z. B. als Prozente) ausgedrückt wird (*Ursenbacher et al. 2020*).

In diesem Kapitel werden Untersuchungen der Chironomiden- und aquatischen Invertebratenfossilien des Bichelsees und des Hüttwilersees präsentiert, welche im Rahmen des KUMIT-Projekts durchgeführt worden sind. Der Fokus lag auf den langfristigen Veränderungen der Ökosystem- und Umweltbedingungen in den Seen über die vergangenen 13'000 bzw. 16'000 Jahre. Wie haben sich die Invertebratenvergesellschaftungen über diese Zeit verändert? Was lässt sich über die Umweltbedingungen in den zwei Seen anhand dieser Analysen aussagen? Wann haben die Seeökosysteme einen Zustand nahe dem der heutigen Situation erlangt und wann wurden die grössten Schwankungen der Ökosystembedingungen festgestellt? Indirekt bieten diese Analysen Informationen über Veränderungen der Umweltbedingungen in den Seen, beispielsweise über die Häufigkeit von Arten und Gruppen, die sensibel auf Veränderungen des Sauerstoffgehalts oder der Nährstoffbedingungen reagieren.

## 7.2 Methoden

### *Labormethoden und Bestimmung der Invertebratenreste*

85 bzw. 82 Sedimentproben aus dem Bichelsee und dem Hüttwilersee wurden auf ihren Gehalt an Invertebratenresten hin untersucht. Zwischen 1 und 6 cm<sup>3</sup> Nasssediment wurde pro Probentiefe im Bichelsee analysiert, je nach Konzentration der Mikrofossilien im Sediment. Für den Hüttwilersee wurden zwischen 1 und 62 cm<sup>3</sup> Nasssediment untersucht. Die Aufarbeitung der Sedimentproben erfolgte gemäss *Brooks et al. (2007)*. Sie wurden sanft durch ein 100 µm-Sieb geschlämmt. Anschliessend galt es, die Überreste aquatischer Invertebraten (Kopfkapseln, Mandibeln, Ehippien, Statoblasten) mit einer Pinzette unter dem Binokular (20- bis 50-fache Vergrösserung) aus der groben Fraktion auszusortieren und auf Objekträgern zu präparieren. Die Bestimmung der Mikrofossilien und deren Zuordnung zu den verschiedenen taxonomischen Kategorien (Taxa) erfolgte unter dem Mikroskop bei 100-



bis 400-facher Vergrößerung. Chironomiden wurden zur höchstmöglichen (detailliertesten) Bestimmungsebene bestimmt, meist zum Gattungs-, Artmorphotyp- oder Artgruppenniveau. Grundlage hierfür bildeten die Bestimmungsschlüssel von *Wiederholm (1983)*, *Schmid (1993)*, *Brooks et al. (2007)* sowie die Fotografie- und Vergleichssammlung der Forschungsgruppe Geoökologie (Universität Basel). Artmorphotypen wurden hierbei mit dem Artnamen und der Endung «Typ» bezeichnet, weil sie jeweils mehrere Arten umfassen (also z. B. *Tanytarus lugens*-Typ oder *Chironomus anthracinus*-Typ). In manchen Fällen erschwerte das Fehlen von wichtigen Bestimmungsmerkmalen das weitere Bestimmen von einzelnen Fossilien. So können z. B. Kopfkapseln der Tanytarsini ohne Mandibeln oft nur bis zur Gattung bestimmt werden, während bei Individuen mit Mandibeln eine Bestimmung bis auf das Artgruppen oder Artmorphotypen-Niveau möglich ist. In solchen Fällen erfolgte die Zuordnung der Kopfkapseln dem bestmöglichen taxonomischen Niveau. Für die Darstellung in Diagrammen wurden dann die nicht bis zum höchsten Niveau bestimmten Individuen entsprechend dem Verhältnis der besser bestimmten Individuen in die Artengruppen/Morphotypen aufgeteilt. Schlecht erhaltene Individuen, welche nur auf Unterfamilien- oder Tribus-Niveau bestimmt werden konnten, wurden bei diesen Analysen nicht berücksichtigt. Die Bestimmung der Cladoceren-Ephippien erfolgte gemäss *Szeroczyńska & Sarmaja-Korjonen (2007)*, der Bryozoen-Statoblasten gemäss *Wood & Okamura (2005)* und der *Chaoborus*-Mandibeln gemäss *Sweetman & Smol (2006)*. Andere Invertebratenreste wurden gemäss *Courtney-Mustaphi et al. (2023)* und anhand der Foto- und Vergleichssammlung der Forschungsgruppe Geoökologie, Universität Basel, bestimmt. Die Interpretation der Zähl-daten geschah aufgrund von zwei Datensätzen: Die Chironomidendaten umfassen die Zähl-daten der normalerweise bis auf die Gattungs-, Artengruppen- oder Artmorphotypen-Ebene bestimmten Chironomidenkopfkapseln. Die Invertebratendaten hingegen umfassen die Zählungen aller Invertebratenfossilien, oft nur bestimmt bis auf eine höhere taxonomische Ebene (z. B. Ordnung, Familie). Die Chironomiden sind in den Invertebratendaten als eine einzige Kategorie auf dem Familienniveau (Chironomidae) miteingeschlossen.

### Datenanalyse

Aufgrund der tiefen Fossilienkonzentrationen in bestimmten Kernabschnitten wurden nebeneinanderliegende Proben vor weiterführenden Analysen miteinander kombiniert, bis eine Zählsumme von mindestens 20 bestimmten Chironomidenfossilien und 80 Invertebratenfossilien pro Probe vorlagen. Die Zoneneinteilung der Chironomiden- und Invertebratenprofile geschah mithilfe der CONISS-Analyse (*Grimm 1987*). Signifikante Zonengrenzen wurden anhand des Broken Stick Model (*nach Bennett 1996*) bestimmt. Diese Datenanalysen erfolgten mit wurzeltransformierten Prozentwerten. Zur Vereinfachung wurden für die weitere Diskussion und Interpretation der Datensätze nur die Zonierungen anhand der Invertebratendaten verwendet, da sie die Änderungen in den Chironomiden- und Invertebratendaten gut zusammenfassen. Die Einteilung der Chironomidentaxa in terrestrische Gruppen, Fließgewässertaxa, Litoraltaxa und Profundaltaxa folgte den Angaben in *Wiederholm (1983)*, *Brook et al. (2007)* und *Janeček et al. (2017)*. Hierbei ist zu beachten, dass die meisten Chironomidengruppen nicht nur auf ein Habitat beschränkt sind, sondern mehrere Habitate besiedeln können. Profundaltaxa umfassen Chironomiden, die den tiefs-



ten Teil des Sees besiedeln, aber auch in seichteren Abschnitten gefunden werden können. Litoraltaxa besiedeln Habitate entlang des Uferbereichs sowie seichte Gewässerzonen (das Litoral) und sind in stabil geschichteten Seen, wie dem Bichelsee und dem Hüttwilersee, kaum im tiefsten Teil (Profundal) zu finden. Sie können aber bei geeigneten Bedingungen auch in Fließgewässern leben. Fließgewässertaxa umfassen Chironomiden, die typisch für Fließgewässerhabitate sind, aber oft auch im seichten Bereich von Seen anzutreffen sind.

### 7.3 Resultate und Diskussion

#### *Bichelsee*

In den Bichelseesedimenten konnten insgesamt 2232 Chironomidenfossilien von 73 verschiedenen Taxa und 4380 Invertebratenfossilien (inklusive Chironomiden) bestimmt werden. Die Chironomiden waren klar die häufigste Gruppe mit 55 % der gefundenen Fossilien, gefolgt von *Ceriodaphnia* (21 %), Bryozoen (8 %) und *Daphnia* (7 %) (*Abbildung 7-3*). Infolge der tiefen Chironomiden- und Invertebratenkonzentrationen wurden die 85 Proben zu 37 Sammelproben kombiniert. Das Profil wurde anhand der CONISS-Analyse der Invertebraten-Daten in drei statistisch signifikante Zonen (Blz-1 zu Blz-3) unterteilt (*Abbildung 7-4*).

Die erste Zone (*Blz-1*; 13'100–7180 Jahre vor heute; 1050–768 cm) wird durch Chironomiden dominiert, welche oft im Tiefwasserbereich geschichteter Seen zu finden sind (z. B. *Tanytarsus lugens*-Typ, *Chironomus anthracinus*-Typ; *Saether 1979*). Kopfkapseln, die zum *C. anthracinus*-Typ gehören, dominieren im untersten Abschnitt. Die Gruppe bewohnt üblicherweise meso- bis eutrophe Seen (*Saether 1979*) und toleriert relativ tiefe Sauerstoffkonzentrationen (*Verbruggen et al. 2011*). Es ist daher davon auszugehen, dass das Tiefenwasser in der Seemitte in diesem Zeitraum zumindest saisonal tiefe Sauerstoffwerte aufwies. Später (vor ca. 12'500 Jahren) nimmt *T. lugens*-Typ zu, eine Gruppe, die oft in nährstoffarmen, sauerstoffreichen und kühleren Gewässern zu finden ist (*Saether 1979, Heiri et al. 2011*). Die Anwesenheit von *Paracladius* (vor ca. 12'500–9900 Jahren; 997–889 cm), wenn auch in geringen Häufigkeiten, weist ebenfalls auf nährstoffarme und sauerstoffreiche Bedingungen hin (*Saether 1979*) sowie auf eine stark geschichtete Wassersäule mit kaltem Tiefenwasser auch in den Sommermonaten, da die Gattung *Paracladius* ausschliesslich Kaltwasserarten umfasst und solche im warmen Früh- und Mittelholozän nur in der Tiefenfauna von geschichteten Seen zu erwarten sind. Dasselbe gilt für Larven des *Sergentia coracina*-Typs, eine Chironomidengruppe, die im kalten Tiefenwasser von oligo- bis mesotrophen Seen zu finden ist, sich allerdings im Gegensatz zu *Paracladius* und *T. lugens*-Typ auch bei leicht reduzierten Sauerstoffkonzentrationen durchsetzen kann. *S. coracina*-Typ scheint in einer kurzen Phase im Frühholozän (10'500–9900 Jahre vor heute; 909–889 cm) *C. anthracinus*-Typ als an tiefere Sauerstoffwerte angepasste Chironomidengruppe im Bichelsee zu verdrängen. Allerdings sind Kopfkapseln des *C. anthracinus*-Typs nach dieser durch *Sergentia* dominierten Phase wieder vermehrt vorhanden, wenn auch weniger häufig als zuvor. Ca. 11'350 Jahre vor heute ist erstmals *Chaoborus* zu finden, eine Mückengattung, deren Larven planktonisch leben und durch sauerstoffarmes Tiefenwasser gefördert werden (*Quinlan & Smol 2010, Ursenbacher et al. 2020*).

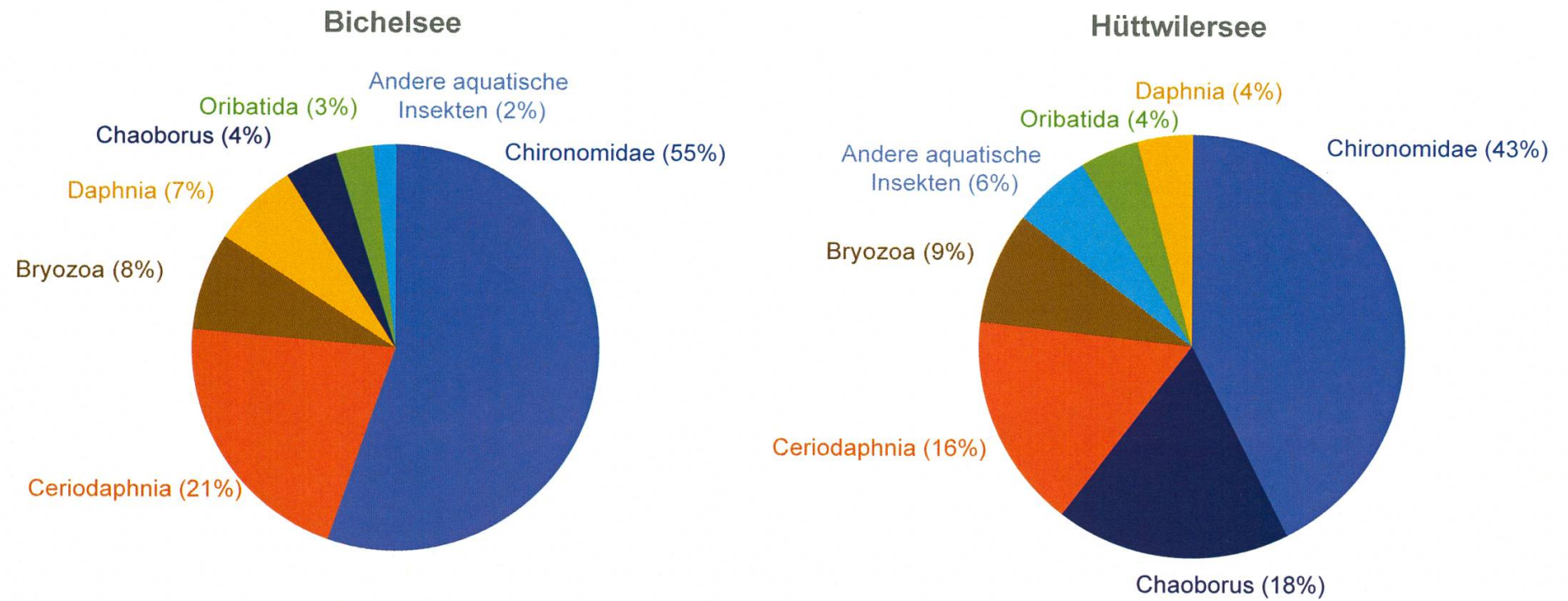
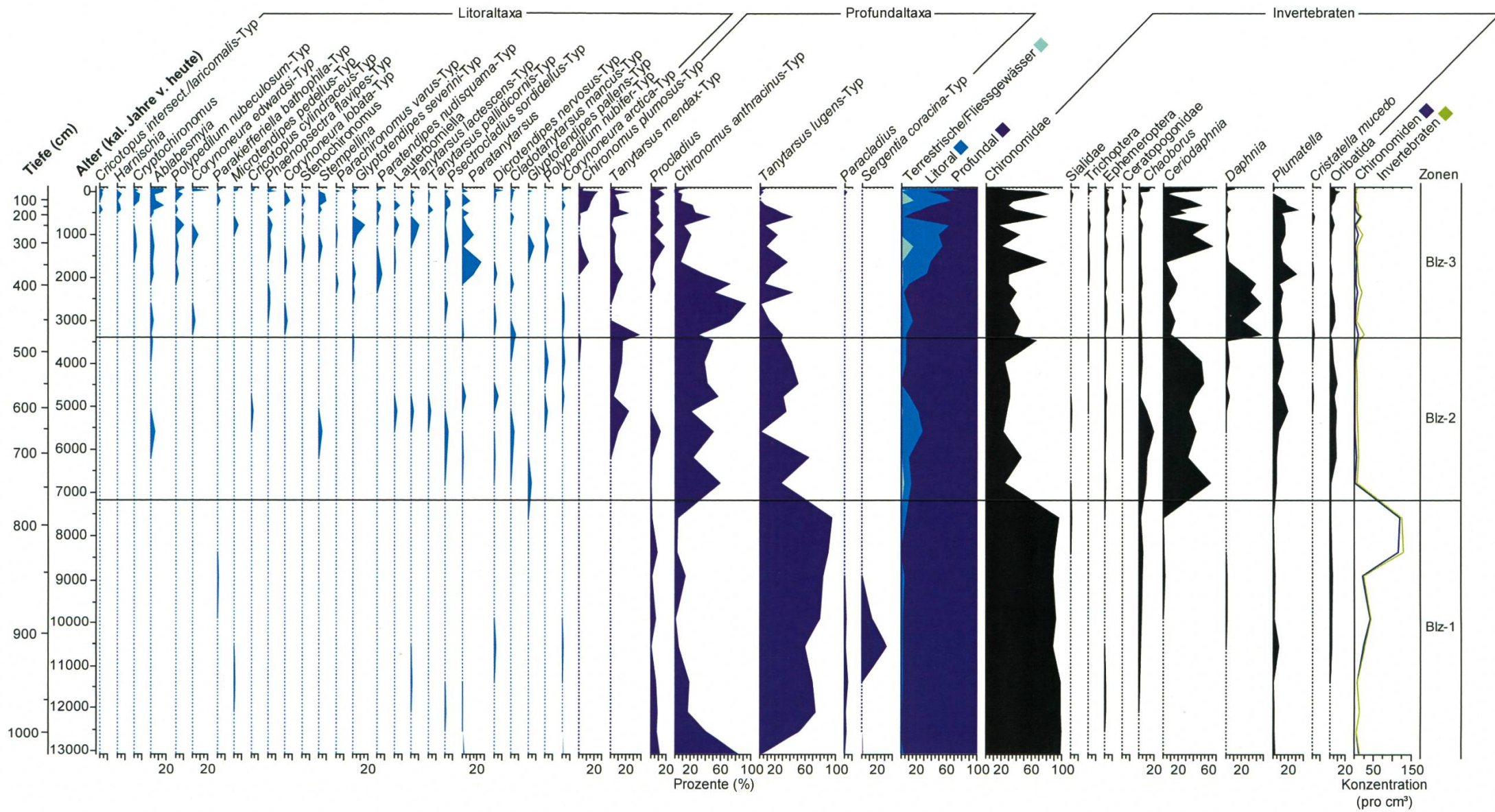


Abbildung 7-3: Anteil der verschiedenen Invertebratengruppen in den analysierten Proben des Bichelsees (links) und des Hüttwilersees (rechts).







Vor ca. 7500–7000 Jahren, am Übergang zur zweiten Zone (*Blz-2*; vor 7180–3390 Jahren; 768–481 cm) sind verschiedene grössere Änderungen im Chironomiden- und Invertebratenprofil zu erkennen. Die Konzentrationen von Chironomiden nehmen recht abrupt ab, was darauf hindeutet, dass entweder weniger Chironomiden im See vorhanden waren, oder wahrscheinlicher, dass die Häufigkeiten der Chironomidenlarven im tiefsten Teil des Seebeckens, nahe des Probenentnahmestandes, stark abnahmen. Gleichzeitig erscheint *Ceriodaphnia*, eine Cladocereengruppe, die planktonisch lebt und eine Präferenz für sauerstoffärmere Habitate zeigt und von stark strukturierten Habitaten im Uferbereich von Seen zur Vermeidung von Fressfeinden profitieren kann (*Bertilsson et al. 1995, Lauridsen et al. 1996*). *Plumatella*, eine Gruppe von Moostierchen, nimmt hier ebenfalls langsam zu. Diese Organismen sind als Filtrierer einerseits von der Verfügbarkeit von Plankton als Nahrung abhängig, also auch von der Produktivität des Sees, benötigen aber andererseits als sessile Organismen auch geeignete Habitate im Uferbereich, wie z. B. Wasserpflanzen oder Totholz (*Francis 2001*). Die Abnahme des Anteils der Chironomiden an der Invertebratenfauna ist ebenfalls auffallend und typisch für Seen, in denen tiefe Sauerstoffwerte das Überleben von Chironomidenlarven im tiefsten Bereich erschweren. Schliesslich nimmt ab dieser Tiefe auch *C. anthracinus*-Typ in den Chironomidenvergesellschaftungen wieder zu, eine Chironomidengruppe, die von tiefen Sauerstoffwerten und erhöhten Nährstoffbedingungen profitiert.

Innerhalb der Zone nimmt der Anteil an Kopfkapseln des *T. mendax*-Typs zu. Dieser Morphotyp schliesst mehrere *Tanytarsus*-Arten mit ein und ist üblicherweise in nährstoffreicheren Seen zu finden als *T. lugens*-Typ (*Saether 1979, Heiri et al. 2011*). Im Intervall zwischen 7180 und 5100 Jahren vor heute (768–607 cm) steigt auch die Häufigkeit von *Chaoborus*, was auf weiter abnehmende Sauerstoffkonzentrationen hinweisen könnte, möglicherweise bedingt durch zunehmende Nährstoffkonzentrationen im See. Das regelmässige Vorkommen von *Plumatella*, *Ceriodaphnia* und oribatiden Milben (Oribatida) in den Tiefwassersedimenten deutet auf einen gut strukturierten Uferbereich hin mit geeigneten Habitaten für diese Gruppen wie z. B. Wasserpflanzen, ins Wasser hängende Äste und Totholz. Verschiedene litorale Chironomidengruppen sind ab dieser Zone ab und zu in den Proben zu finden, so z. B. *Tanytarsus pallidicornis*-Typ, *Ablabesmyia*, *Dicrotendipes* und *Cladotanytarsus*, was ebenfalls mit einer Diversifizierung der Habitate im Uferbereich erklärt werden könnte. Prozentwerte des *C. anthracinus*-Typs und des *T. lugens*-Typs, sowie der Anteil der Chironomiden und von *Ceriodaphnia* in den Invertebratenvergesellschaftungen, sind in diesem und auch weiteren Sedimentabschnitten sehr variabel. Dies deutet auf eine sehr dynamische Entwicklung der Habitat-Bedingungen im See während der Ablagerung der jüngeren Sedimentabschnitte, möglicherweise verbunden mit wechselhaften Sauerstoffbedingungen in Teilen des Seebeckens (z. B. im Tiefenwasser über dem Sediment, im Uferbereich in den Makrophytenbeständen).

Abbildung 7-4: Häufigkeiten von Chironomiden- (links, blau) und Invertebratenfossilien (rechts, schwarz) in den Sedimenten des Bichelsees. Chironomidengruppen sind als Prozente der Gesamtzahl der Chironomidenfossilien angegeben und in terrestrische Chironomiden/Fliessgewässergruppen, Litoralgruppen und Profundalgruppen zusammengefasst. Die Invertebratengruppen inklusive der Gesamtsumme der Chironomiden sind als Prozente der Invertebratenfossilien angegeben. Die Konzentrationen von Chironomiden- (blau) und Invertebratenfossilien (grün) werden ebenfalls gezeigt.



In der dritten Zone (Blz-3; vor 3390 Jahren bis heute; 481–0 cm) ist der Anteil an Kopfkapseln des *C. anthracinus*-Typs vorerst bedeutend höher als in den meisten anderen Sedimentabschnitten. Da diese Gruppe im Gegensatz zu den verdrängten Gruppen des *T. lugens*-Typs und des *T. mendax*-Typs auch bei tiefen Sauerstoffkonzentrationen und bei nährstoffreicheren Bedingungen konkurrenzstark bleibt, könnte dies auf weitere Beeinträchtigungen durch tiefe Sauerstoffwerte und möglicherweise nährstoffreichere Bedingungen hinweisen. Ephippien von *Daphnia* nehmen ebenfalls stark zu, während *Ceriodaphnia* abnimmt, obwohl die Gesamtzahl der Ephippien beider Gruppen relativ konstant bleibt. Die Häufigkeiten von Daphniiden wie *Daphnia* und *Ceriodaphnia* werden stark durch Faktoren wie Biomasse und Qualität (z. B. Artzusammensetzung) des Phytoplanktons, bzw. insbesondere für *Daphnia* auch durch Fischfrass beeinflusst (Davidson et al. 2011). Allerdings bestehen beide Gattungen aus vielen Arten mit unterschiedlichsten ökologischen Ansprüchen, und der Wechsel zwischen *Ceriodaphnia* und *Daphnia* lässt sich daher nicht eindeutig möglichen Ursachen wie Änderungen der Nährstoffbedingungen, Phytoplanktonbiomasse oder Fischpopulationen im See zuordnen.

Ab ca. 2000–1600 Jahren vor heute nimmt der Anteil der Kopfkapseln des *C. anthracinus*-Typs sowie die prozentuale Häufigkeit von *Daphnia* wieder ab und *Ceriodaphnia* zu. *Chironomus plumosus*-Typ, eine Chironomidengruppe, die oft in stark eutrophen und sauerstoffarmen Seen dominiert (Saether 1979), kommt erstmals regelmässig vor, allerdings in recht geringen Häufigkeiten. Dies könnte auf eine weitere Zunahme der Nährstoffkonzentrationen im See deuten. Ein interessantes Phänomen in diesem Abschnitt sind recht abrupte Zu- und Abnahmen von Kopfkapseln des *T. lugens*-Typs, dem Anteil von Chironomiden in den Invertebratenproben und von *Ceriodaphnia*, wobei Letztere jeweils abnimmt, wenn *T. lugens*-Typ und die Chironomidenhäufigkeit zunehmen. Die genauen Ursachen für diese Wechsel sind unklar, sie könnten aber wiederum mit Änderungen in den Sauerstoffbedingungen im Tiefenwasser zusammenhängen, da Larven des *T. lugens*-Typs, *Ceriodaphnia*, aber auch die Gesamthäufigkeit der Chironomiden dadurch beeinflusst werden könnten. Allerdings ist die genaue Dynamik dieser Wechsel in der bestehenden zeitlichen Auflösung des Datensatzes nicht klar ersichtlich, weil die Häufigkeiten dieser Gruppen oft von einer Probe zur anderen stark schwanken. Höher aufgelöste Untersuchungen wären nötig, um mögliche Ursachen für diese Dynamik besser einzuengen. Die Schwankungen zeigen allerdings deutlich, dass die Umweltbedingungen und verschiedene Ökosystemkomponenten (u. a. Zooplankton, Zoobenthos) im Bichelsee im Spätholozän unerwartet variabel waren, ein Phänomen, das bisher in Schweizer Tieflandseen in dieser Ausprägung noch nicht beobachtet wurde.

Ab ca. 420 Jahren vor heute nehmen Chironomidengruppen zu, welche üblicherweise in nährstoffreichen Seen zu finden sind, wie z. B. *Ablabesmyia*, *C. plumosus*-Typ, *Procladius* und *T. mendax*-Typ (Verbruggen et al. 2011). V. a. Larven des *C. plumosus*-Typs dominieren oft in eutrophen Seen (Saether 1989). Gleichzeitig nimmt der Anteil an Kopfkapseln des *T. lugens*-Typs ab, eine Gruppe, die oft in oligo- bis mesotrophen Seen zu finden ist. Diese Gruppe ist in den jüngsten Sedimenten kaum mehr vorhanden. Der Wechsel zwischen dem Anteil von Chironomiden und *Ceriodaphnia* im Sediment setzt sich fort. In den jüngsten Sedimenten weist die starke



Zunahme von *Chaoborus* auf schlechtere Sauerstoffbedingungen im Tiefenwasser hin. Kurz zuvor verschwindet *Plumatella*, eine Bryozoengruppe, die während Tausenden von Jahren in den Bichelseesedimenten zu finden war. Dies könnte möglicherweise mit abrupten Veränderungen (und dem möglichen Verschwinden von Habitaten für Bryozoen) im Uferbereich des Sees erklärt werden (z. B. Veränderungen im Wasserpflanzengürtel, im Totholz oder Wasserspiegelschwankungen im See).

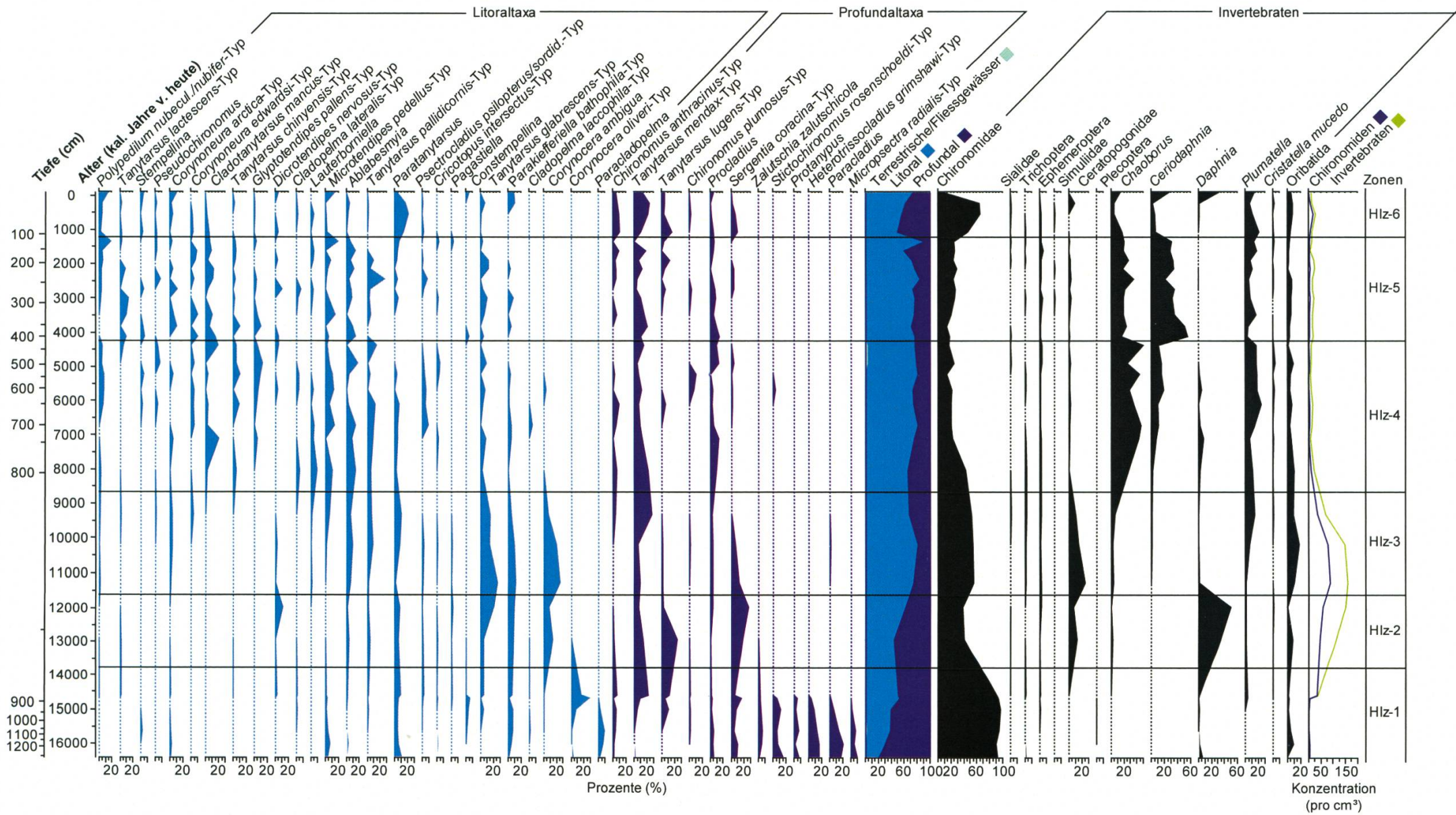
#### Hüttwilersee

Aus den Hüttwilerseesedimenten konnten 2172 Chironomiden von 83 verschiedenen Taxa und 4961 Invertebratenfossilien (inklusive Chironomiden) analysiert werden (Abbildung 7-5). Infolge sehr tiefer Konzentrationen von Mikrofossilien in den 82 untersuchten Proben wurden in diesem See nebeneinanderliegende Proben ebenfalls bis zu einem Datensatz von 33 Proben kombiniert. Chironomiden waren die häufigste Invertebratengruppe in den Proben, gefolgt von *Chaoborus*, *Ceriodaphnia* und Bryozoa. Das Profil wurde anhand der CONISS-Analyse der Invertebraten-Daten in 6 Zonen (Hlz-1 zu Hlz-6) unterteilt.

Die Invertebratenfauna der ersten Zone (Hlz-1; 16'400–13'770 Jahre vor heute; 1266–861 cm) wird anteilmässig durch die Chironomiden dominiert, obwohl deren Konzentration in den Sedimenten zumindest zu Beginn recht gering ist, was auf hohe Sauerstoffwerte (Ursenbacher et al. 2020), gleichzeitig aber auch auf eine geringe Produktivität des Sees hinweisen dürfte. Innerhalb der Chironomiden dominieren zuerst Gruppen, die in kalten und nährstoffarmen arktischen, subarktischen und alpinen Seen häufig sind, wie z. B. *Paracladius*, *Micropsectra radialis*-Typ oder *Zalutschia zalutschicola* (Heiri et al. 2011, Saether 1979). Eine Abnahme von kaltstenothermen Gruppen (z. B. *M. radialis*-Typ, *Paracladius*) vor ca. 14'700 Jahren (880 cm) deutet auf einen abrupten Wechsel zu wärmeren Bedingungen hin. Diese Gruppen werden durch Chironomiden ersetzt, welche üblicherweise in wärmeren Seen zu finden sind, wie z. B. *Tanytarsus glabrescens*-Typ und *Tanytarsus lactescens*-Typ (Heiri et al. 2011). Gleichzeitig nehmen die Konzentrationen von Chironomiden und aquatischen Invertebraten im Sediment abrupt zu, möglicherweise infolge der tieferen Sedimentationsraten.

In der zweiten Zone (Hlz-2; 13'770–11'600 Jahre vor heute; 861–837 cm) nimmt der prozentuale Anteil der Chironomiden in den Invertebratenproben ab, während andere Gruppen wie z. B. *Daphnia* zunehmen. Ebenso nehmen Invertebratengruppen zu, welche vorwiegend das Litoral von Seen besiedeln (z. B. Ceratopogonidae, Oribatida; Szadziowski et al. 1997, Solhoy & Solhoy 2000). Dies kann einerseits auf abnehmende Sauerstoffkonzentrationen im Tiefenwasser hinweisen, weil dies zu einer Abnahme der Tiefwassergruppen und entsprechenden prozentualen Zunahmen der litoralen Gruppen führt. Andererseits könnte eine Zunahme dieser Gruppen auch durch eine stärkere Strukturierung der Habitate und eine erhöhte Produktivität im ufernahen Bereich des Sees erklärt werden. *Corynocera ambigua*, eine Chironomidenart mit sehr breiten ökologischen Ansprüchen, und *S. coracina*-Typ, eine Chironomidengruppe, die oft in mesotrophen Seen zu finden ist (Saether 1979), nehmen ebenfalls zu.







In der dritten Zone (Hlz-3; 11'600–8670 Jahre vor heute; 837–806 cm) nehmen Invertebratengruppen weiter zu, die üblicherweise im Litoral zu finden sind (z. B. Ceratopogonidae, Oribatida). Die Zunahme von *Plumatella* vor ca. 10'000 Jahren (820 cm) deutet auf eine Ausbreitung von Makrophyten oder Totholz im See hin, da diese Organismen vorwiegend Wasserpflanzen oder ähnliche Habitats in Seen kolonisieren (Wood 2001, Wood & Okamura 2005). Chironomiden, welche mehrheitlich oder ausschliesslich im Uferbereich von Seen leben (z. B. *T. glabrescens*-Typ, *Ablabesmyia*), werden zunehmend häufiger. Chaoboriden nehmen gegen Ende dieser Zone zu, was ebenfalls mit einer weiteren Abnahme der Sauerstoffkonzentrationen im Tiefenwasser übereinstimmen würde (Ursenbacher et al. 2020).

In der vierten Zone (Hlz-4; 8670–4240 Jahre vor heute; 806–417 cm) verringert sich die Konzentration von Chironomiden- und Invertebratenfossilien stark, was durch höhere Sedimentationsraten, aber auch durch tiefere Sauerstoffwerte im tiefsten Teil des Seebeckens, wo die Kerne genommen worden sind, erklärt werden könnte. Litoral-Gruppen dominieren bei den Chironomiden und *Chaoborus*-Überreste nehmen stark zu, was mit zunehmend tiefen Sauerstoffwerten während der Sommermonate übereinstimmen würde (Ursenbacher et al. 2020). Fische sind im See ab ca. 9400 Jahren vor heute belegt (Wick et al. in diesem Band), und es ist daher davon auszugehen, dass im Hüttwilersee Chaoboriden tagsüber auf sauerstoffarmes Tiefenwasser zur Vermeidung dieser Fressfeinde angewiesen waren. *Ceriodaphnia* nimmt in dieser Zone ebenfalls zu und *Plumatella* erreicht 20 %, was auf einen gut entwickelten Wasserpflanzengürtel oder ähnlich strukturierte Habitats (z. B. Totholz) im Uferbereich hindeuten kann (Lauridsen et al. 1996, Wood & Okamura 2005).

Chironomidenproben in der fünften Zone (Hlz-5; 4240–1210 Jahre vor heute; 417–108 cm) sind weiterhin dominiert durch Gruppen, welche den Uferbereich besiedeln, wie z. B. *Cladotanytarsus mancus*-Typ, *Microtendipes pedellus*-Typ oder *Ablabesmyia*. Dies deutet auf geringe Häufigkeiten von Tiefwasserchironomiden und daher tiefe Sauerstoffwerte über dem Sediment in der Seemitte. *Ceriodaphnia* nimmt stark zu, während der Anteil der Chironomiden in der Invertebratenfauna auf dem Tiefststand ist, was ebenfalls mit tiefen Sauerstoffwerten übereinstimmt (Ursenbacher et al. 2020). Sauerstoffarme Bedingungen werden durch weiterhin hohe Abundanzen von Chaoboriden bestätigt. Allerdings nimmt die Häufigkeit dieser Gruppe im Vergleich zu tieferliegenden Sedimentschichten wieder etwas ab, was möglicherweise auf etwas weniger sauerstoffarmes Tiefenwasser hinweisen könnte. Der Anteil von Chironomiden in den Invertebratenvergesellschaftungen erhöht sich im Verlauf dieses Abschnitts ebenfalls etwas, was für leicht höhere Sauerstoffkonzentrationen oder eine weniger mächtige sauerstoffarme Schicht im Tiefenwasser sprechen würde (Ursenbacher et al. 2020).

Abbildung 7-5: Häufigkeiten von Chironomiden- (links, blau) und Invertebratenfossilien (rechts, schwarz) in den Sedimenten des Hüttwilersees. Chironomidengruppen sind als Prozente der Summe der Chironomidenfossilien angegeben und in terrestrische Chironomiden/Fliessgewässergruppen, Litoralgruppen und Profundalgruppen zusammengefasst. Die Invertebratengruppen inklusive der Gesamtsumme der Chironomiden sind als Prozente der Invertebratenfossilien angegeben. Die Konzentrationen von Chironomiden- (blau) und Invertebratenfossilien (grün) werden ebenfalls gezeigt.



In der letzten Zone (Hlz-6; 1210 Jahre vor heute bis Gegenwart; 108–0 cm) steigt der Anteil an Chironomiden unerwarteterweise wieder deutlich an und der prozentuale Anteil von *Chaoborus* nimmt ab. Interessanterweise scheinen verschiedene Chironomidengruppen in diesem Intervall leicht häufiger zu werden, die oft im Tiefenwasser anzutreffen sind (z. B. *S. coracina*-Typ, *T. mendax*-Typ und *T. lugens*-Typ). Dies könnte auf eine weitere Verbesserung der Sauerstoffverhältnisse im See hinweisen. Allerdings deuten die weiterhin recht hohen Abundanzen von *Chaoborus* und der hohe prozentuale Anteil von litoralen Chironomiden (z. B. *Paratanytarsus* und *Parakiefferiella bathophila*-Typ) darauf hin, dass der See wohl nach wie vor ausgeprägte Phasen mit tiefen Sauerstoffwerten erlebte. Häufigkeiten von Ceratopogonidae, Oribatida und *Ceriodaphnia* nehmen gegen Ende dieses Abschnitts wieder zu, was auf diverse Habitate im Uferbereich und wohl auch auf gut ausgeprägte Wasserpflanzengemeinschaften im Seichtwasserbereich des Sees schliessen lässt (Lauridsen et al. 1996, Wood & Okamura 2005, Francis 2001). In den allerobersten Sedimentschichten allerdings nehmen die Häufigkeiten und der Anteil der Chironomiden abrupt ab, während gleichzeitig der Anteil an Chaoboriden leicht höher wird, was mit einer erneuten Abnahme der Sauerstoffkonzentrationen im Verlauf der jüngsten Eutrophierungsphase des Sees erklärt werden könnte.

#### 7.4 Schlussfolgerungen und Fazit

Die Veränderungen der Chironomiden- und Invertebratenfauna des Bichelsees und des Hüttwilersees belegen eine dynamische Entwicklung der Seeökosysteme über die vergangenen ca. 16'000 Jahre. Im Hüttwilersee dokumentieren die vielen kaltadaptierten Chironomidengruppen im untersten Sedimentabschnitt die kalten Klimabedingungen im Kanton Thurgau am Ende der letzten Eiszeit. Mit der Wiederbewaldung der Region vor ca. 14'700 Jahren tauchten erste Chironomidengruppen auf, die auch unter heutigen Klimabedingungen häufig in Schweizer Tieflandseen zu finden sind, was gut mit der bekannten und abrupten Klimaerwärmung zu Beginn der spätglazialen Bølling-Periode übereinstimmt. Die Invertebratenvergesellschaftungen werden in diesem Abschnitt diverser. Der hohe Anteil von litoralen Chironomiden deutet darauf hin, dass im Hüttwilersee die Sauerstoffzehrung bereits schon zu dieser frühen Zeit das Vorkommen von benthischen Invertebraten in den tiefsten Wasserschichten beeinflusste und das Überleben von Tiefwasserformen zumindest erschwerte. Chironomiden- und Invertebratengruppen, die typisch für sauerstoffarme Habitate in nährstoffreichen Seen sind, wie z. B. *Chironomus* und *Chaoborus*, sind aber nur in geringer Häufigkeit zu finden. Dies lässt vermuten, dass die sauerstoffarmen Bedingungen noch nicht so stark ausgeprägt waren, wie in späteren Abschnitten, und dass sie wohl unter relativ nährstoffarmen (oligo-mesotropen) Bedingungen auftraten.

Ähnliche Verhältnisse herrschten dann im Hüttwilersee über Jahrtausende bis ca. 9000 Jahre vor heute, als die Chaoboriden als Charaktergruppe für geschichtete Tieflandseen mit sauerstoffarmem Tiefenwasser zunahmen und andere Anzeichen für eine Verschlechterung der Sauerstoffbedingungen für die Tiefenwasserfauna (tiefe Chironomidenkonzentrationen, Abnahme des Anteils von Tiefenwassergruppen innerhalb der Chironomiden) auftraten. Im Bichelsee wurden zu dieser Zeit zwar



Chironomiden, welche oft unter tiefen Sauerstoffkonzentrationen zu finden sind (z. B. des *C. anthracinus*-Typs), ebenfalls etwas häufiger. Allerdings weisen die relativ hohen Chironomiden-Gesamtkonzentrationen im Sediment, der markante Anteil von Tiefenwassertaxa sowie der hohe prozentuale Anteil von Chironomiden in den Invertebratenvergesellschaftungen auf eine gut etablierte Tiefenfauna im Bichelsee sowie meso- bis eutrophe Bedingungen in den untersten Abschnitten hin, bis hier ebenfalls ca. 7000 Jahre vor heute Anzeichen für eine weitere starke Abnahme der Sauerstoffkonzentrationen im Tiefenwasser ersichtlich werden (Abnahme der Chironomidenfossilien, Zunahme des Anteils an Litoralformen und Maximalwerte der Chaoboriden). Ab dem Mittelholozän (ca. 8000–7000 Jahre vor heute) haben sich in beiden Seen sehr ähnliche Chironomiden- und Invertebratenvergesellschaftungen etabliert, wie sie in jüngster Vergangenheit noch zu finden sind, mit einem hohen Anteil von *Chaoborus* und Hinweisen aufgrund der Chironomidenfauna und -konzentration, dass mindestens saisonal tiefe Sauerstoffkonzentrationen im Tiefenwasser geherrscht haben. Dies deutet darauf hin, dass beide Seen natürlicherweise aufgrund ihrer Morphologie, der vorherrschenden Klimabedingungen und der Ausprägung der Einzugsgebiete (Geologie, Vegetation, Hydrologie) zu sauerstoffarmen Bedingungen neigen und diesen Zustand nicht erst mit der jüngsten Eutrophierungsphase im 20. Jahrhundert erreicht haben. Trotzdem zeigen beide Seen auch bedeutende Veränderungen in den Chironomiden- und Invertebratenvergesellschaftungen im Verlauf des Mittel- und Spätholozäns: Im Hüttwilersee scheinen diese Veränderungen weniger stark ausgeprägt als im Bichelsee, möglicherweise weil das Wasser über dem Sediment bereits recht früh über einen grossen Teil des Seebeckens anoxisch war. Besonders tiefe Sauerstoffwerte scheinen im See von ca. 8000 bis 1000 Jahren vor heute geherrscht zu haben, mit den höchsten Chaoboridenkonzentrationen, tiefsten Chironomidenkonzentrationen und geringsten Anteilen von Tiefenwassergruppen innerhalb der Chironomiden. Im Mittelalter und in der Neuzeit (ab ca. 900 Jahre vor heute) scheinen sich die Bedingungen für die Tiefenfauna im Hüttwilersee (und daher auch die Sauerstoffwerte) wieder leicht zu verbessern. Allerdings nimmt in den jüngsten Proben die Häufigkeit der Chironomiden, als Konzentrationen aber auch als Anteil der Invertebratenfossilien, wieder abrupt ab. Im Bichelsee ist im Gegensatz zum Hüttwilersee die jüngste Entwicklung der Chironomiden- und Invertebratenfauna bedeutend dynamischer, möglicherweise weil der See nicht gleich stark anoxisch war wie der Hüttwilersee und schon relativ kleine Änderungen in den Klimabedingungen, der menschlichen Aktivitäten im Umland oder des erosiven Eintrages aus dem Einzugsgebiet die Sauerstoffbedingungen für die Tiefenfauna bedeutend verändern konnten. Vor ca. 7200 bis 5100 Jahren lassen relativ hohe Chaoboriden-Konzentrationen bereits sauerstoffarme Bedingungen in den untersten Wasserschichten vermuten. Ab ca. 3000 Jahren vor heute deutet eine starke Zunahme des *C. anthracinus*-Typs und die Abnahme des *T. lugens*-Typs auf zunehmend produktivere oder mindestens sauerstoffärmere Bedingungen hin. Diese Interpretation wird durch Zunahmen des *C. plumosus*-Typs (vor ca. 1800 und vor 400 Jahren vor heute) bestätigt. Trotzdem lassen die ausgeprägten Schwankungen des Anteils an Chironomiden in der Invertebraten-Fauna sowie die fluktuierenden Werte von Kopfkapseln des *T. lugens*-Typs vermuten, dass die Sauerstoffwerte zwar wohl generell tief, aber auch sehr variabel waren. In den obersten Schichten deutet die starke Zunahme von *Chaoborus* und die Abnahme des An-



teils an Chironomiden in der Invertebratenfauna dann wieder auf eine deutliche Verschlechterung der Sauerstoffverhältnisse in jüngster Zeit hin.

## 7.5 Literatur

- *Bennet, K. D., 1996:* Determination of the number of zones in a biostratigraphical sequence. – *New Phytologist*, 132, 155–170.
- *Bertilsson, J., Berzins, B. & Pejler, B., 1995:* Occurrence of limnic micro-crustaceans in relation to temperature and oxygen. – *Hydrobiologia*, 299, 163–167.
- *Bolland, A., Rey, F., Gobet, E., Tinner, W. & Heiri, O., 2020:* Summer temperature development 18,000–14,000 cal. BP recorded by a new chironomid record from Burgäschisee, Swiss Plateau. – *Quaternary Science Reviews*, 243, 106484.
- *Brooks, S. J., Langdon, P. G. & Heiri, O., 2007:* The identification and use of Palaeoarctic Chironomidae larvae in Palaeoecology – *Quaternary Research Association*, London, 276 pp.
- *Courtney-Mustaphi, C., Steiner, E., von Fumetti, S. & Heiri, O., 2023:* Aquatic invertebrate mandibles and sclerotized remains in Quaternary lake sediments. – *Journal of Paleolimnology*, 71, 45–83.
- *Davidson, T. A., Bennion, H., Jeppesen, E., Clarke, G. H., Sayer, C. D., Morley, D., Odgaard, B. V., Rasmussen, P., Rawcliffe, R., Salgado, J., Simpson, G. L. & Amsinck, S. L., 2011:* The role of cladocerans in tracking long-term change in shallow lake trophic status. – *Hydrobiologia*, 676, 299–315.
- *Francis, D. R., 2001:* A record of hypolimnetic oxygen conditions in a temperate multi-depression lake from chemical evidence and chironomid remains. – *Journal of Paleolimnology*, 25, 351–365.
- *Francis, D. R., 2001:* Bryozoan statoblasts. – In: «Tracking environmental change using lake sediments. Volume 4: Zoological indicators», Smol, J. P., Birks, H. J. B. & Last, W. M. (Hrsg.), 105–123 – *Kluwer Academic Publishers*, Dordrecht.
- *Grimm, E. C., 1987:* CONISS: a FORTRAN 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. – *Computers & Geosciences*, 13, 13–35.
- *Heiri, O. & Lotter, A. F., 2003:* 9000 years of chironomid assemblage dynamics in an Alpine lake: long-term trends, sensitivity to disturbance, and resilience of the fauna. – *Journal of Paleolimnology*, 30, 273–289.
- *Heiri, O., Brooks, S. J., Birks, H. J. B. & Lotter, A. F., 2011:* A 274-lake calibration data-set and inference model for chironomid-based summer air temperature reconstruction in Europe. – *Quaternary Science Reviews*, 30, 3445–3456.
- *Janecek, B., Moog, O. & Orendt, C., 2017:* Diptera: Chironomidae (non-biting midges) – In: «Fauna Aquatica Austriaca», Moog, O. & Hartman, A. (Hrsg.) – *Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft*, Wien, 9 pp.
- *Jeppesen, E., Jensen, J. P., Lauridsen, T. L., Amsinck, S. L., Christoffersen, K., Søndergaard, M. & Mitchell, S. F., 2003:* Sub-fossils of cladocerans in the surface sediment of 135 lakes as proxies for community structure of zooplankton, fish abundance and lake temperature. – *Hydrobiologia*, 491, 321–330.
- *Lauridsen, T., Pedersen, L. J., Jeppesen, E. & Søndergaard, M., 1996:* The importance of macrophyte bed size for cladoceran composition and horizontal migration in a shallow lake. – *Journal of Plankton Research*, 18, 2283–2294.

- *Quinlan, R. & Smol, J. P., 2010*: Use of subfossil Chaoborus mandibles in models for inferring past hypolimnetic oxygen. – *Journal of Paleolimnology*, 44, 43–50.
- *Saether, O. A., 1979*: Chironomid communities as water quality indicators. – *Holarctic Ecology*, 2, 65–74.
- *Schmid, P. E., 1993*: A key to the larval Chironomidae and their instars from Austrian Danube Region streams and rivers with particular reference to a numerical taxonomic approach. Part I. Diamesinae, Prodiamesinae and Orthocladiinae – *Wasser und Abwasser*, 3/93 (Suppl.), 514 pp.
- *Solhøy, I. W. & Solhøy, T., 2000*: The fossil oribatid mite fauna (Acari: Oribatida) in late-glacial and early-Holocene sediments in Kråkenes Lake, western Norway. – *Journal of Paleolimnology*, 23, 35–47.
- *Sweetman, J. N. & Smol, J. P., 2006*: Reconstructing fish populations using Chaoborus (Diptera: Chaoboridae) remains – a review. – *Quaternary Science Reviews*, 25, 2013–2023.
- *Szadziwski, R., Krzywinski, J. & Gilka, W., 1997*: Diptera Ceratopogonidae, biting midges – In: «Insects of North Europe – a taxonomic handbook. Volume 2», Nilsson, A. N. (Hrsg.), 243–260 – *Aquatic Apollo Books*, Stenstrup.
- *Ursenbacher, S., Stötter, T. & Heiri, O., 2020*: Chitinous aquatic invertebrate assemblages in Quaternary lake sediments as indicators of past deepwater oxygen concentration. – *Quaternary Science Reviews*, 231, 106203.
- *Verbruggen, F., Heiri, O., Reichert G.-J. & Lotter, A. F., 2010*: Chironomid  $\delta^{18}\text{O}$  as a proxy for past lake water  $\delta^{18}\text{O}$ : a Lateglacial record from Rotsee (Switzerland). – *Quaternary Science Reviews*, 29, 2271–2279.
- *Wiederholm, T., 1983*: Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part 1. Larvae – *Entomologica Scandinavica*, 457 pp.
- *Wood, T. S., 2001*: Bryozoans – In: «Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. Volume 2», Thorp, J. & Covich, A. (Hrsg.), 505–525 – *Academic Press*, San Diego.
- *Wood, T. S. & Okamura, B., 2005*: A new key to the freshwater Bryozoans of Britain, Ireland and Continental Europe, with notes on their ecology – *Freshwater Biological Association, Scientific Publication*, 63, 111 pp.



